

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Editor: G. WOLF

E 1940/1974

**Osmotische Erscheinungen bei Pflanzenzellen
Tonoplasten-Plasmolyse
Hookeria lucens (Musci)**

Mit 3 Abbildungen

GÖTTINGEN 1974

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Film E 1940

Osmotische Erscheinungen bei Pflanzenzellen
Tonoplasten-Plasmolyse
Hookeria lucens (Musci)

W. URL und D. G. BURKERT, Wien

Begleitveröffentlichung von W. URL, Wien

Allgemeine Vorbemerkungen¹

HUGO DE VRIES publizierte im Jahre 1885 [18] eine Arbeit, in der er sich eingehend mit der schon damals alten Frage auseinandersetzte, ob die Vakuolen der Pflanzenzellen von einer eigenen Membran umgeben sind. Eine solche Membran erschien schon den Zellforschern dieser Zeit notwendig, doch entzog sie sich der direkten mikroskopischen Beobachtung. DE VRIES blickte 1885 auf eine überaus erfolgreiche Beschäftigung mit osmotischen Phänomenen der Pflanzenzelle zurück. Er hatte 1871 [16] die Semipermeabilität des Protoplasmas erkannt und 1877 [17] die schon seit der Mitte des Jahrhunderts bekannte Abhebung des Protoplasmas von der Zellwand bei Einwirkung konzentrierter Lösungen von Salzen oder Zuckern genau studiert und diese Erscheinung Plasmolyse genannt.

Beim Studium langsam absterbender Pflanzenzellen sah DE VRIES [18], daß eine „Wand der Vakuole“ längere Zeit, oft Stunden bis Tage, die übrigen Teile des Protoplasmas überdauert. Er kombinierte diesen Vorgang mit der Plasmolyse und sah, daß sich die Vakuolen verkleinerten, wodurch deren Wand überhaupt erst deutlich sichtbar wurde. Bald wandte er aber zur Darstellung der Vakuolen eine auch heute noch gebräuchliche Methode an. Er plasmolysierte Zellen von *Spirogyra* und

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 14 u. 15.

verschiedenen Blütenpflanzen in starken KNO_3 -Lösungen, die früher oder später zunächst ein Absterben der „Hautschicht“, der äußeren Plasmamembran, verursachen und dann auch das Binnenplasma mit seinen Einschlüssen töten. Die Wand der Vakuolen blieb aber auch hier noch lange erhalten. DE VRIES sah also, daß nicht nur dem gesamten, intakten Protoplasten Semipermeabilität eigen ist, sondern eigenartiger-

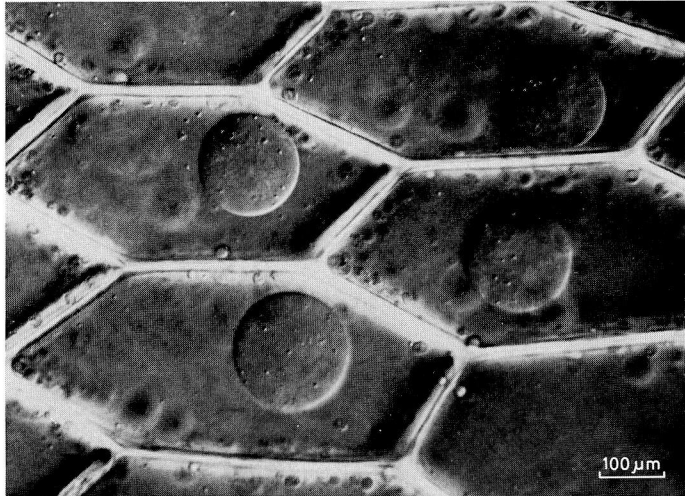


Abb. 1. Primäre Tonoplastenplasmolyse in den Zellen eines älteren Blättchens in 3,0 mol KCN

(Einzelbild aus dem Film; Inko)

weise auch der isolierten Vakuolenwand. Er schrieb dieser spezielle physiologische Funktion zu, besonders für das Zustandekommen osmotischer Druckkräfte und nannte sie Tonoplast.

Die Zellforschung hat seither dem Tonoplasten viel Arbeit gewidmet, wobei man sich vor allem auch bemühte, seine stoffliche Natur zu klären. Versuche mit dem Mikromanipulator ließen die Tonoplasten als Lipidhäutchen erscheinen (CHAMBERS und HÖFLER [6]), später hat dann MOTHES [10] eine Proteinkomponente nachgewiesen. Besonderes Interesse wurde aber dem Unterschied zwischen dem Tonoplasten, der inneren Plasmagrenzschicht, und der äußeren Plasmagrenzschicht, dem Plasmalemma (der Terminus stammt von PLOWE [11]) entgegengebracht. Auch hier hat die Mikirurgie auffällige Verschiedenheiten gezeigt, und zellphysiologische Untersuchungen haben das vielfach bestätigt. Schon DE VRIES fand ja, daß die äußere Plasmagrenzschicht offenbar wesent-

lich weniger resistent ist als der Tonoplast. Bei *Spirogyra* wird das Plasmalemma schon durch eine sonst recht harmlose KNO_3 -Lösung geschädigt, bei anderen Zellsorten sind dazu giftigere Stoffe nötig. Wenn die Giftigkeit der plasmolysierenden Lösung aber richtig gewählt ist, kann man immer wieder ein „Überdauern“ des Tonoplasten beobachten. Es hat sich hier eine lange Diskussion darüber entwickelt, inwieweit man überhaupt von einem „Überleben“ des Tonoplasten sprechen kann. Leben kommt ja nur der intakten Zelle zu, isolierte Bestandteile wie Chloroplasten, Mitochondrien und vielleicht auch der Tonoplast können nur einzelne physiologische Funktionen für eine limitierte Zeit ausführen. Die auffälligste Eigenschaft des Tonoplasten ist hier jedenfalls seine Semipermeabilität. Semipermeabilität ist ja sonst typisch für das lebende intakte Protoplasma, und der Verlust dieser Halbdurchlässigkeit ist ein sicheres Zeichen für den Tod der Zelle.

Tonoplasten sind in der lebenden Zelle nur in Ausnahmefällen sichtbar, z. B. bei manchen Diatomeen (HÖFLER [8]), doch sind sie jedenfalls immer als Teil des Protoplasmas vorhanden. Tonoplasten können aber dann bei Alterungsvorgängen der Zelle sichtbar werden (BURIAN [4]) und bei Vakuolenkontraktion und Kappenplasmolyse (BANCHER und HÖFLER [1], S. 91 f., S. 157 f.). Am einfachsten darzustellen sind aber die schon von DE VRIES beobachteten „Plasmolysetonoplasten“. Man erhält sie bei Einwirkung hypertotonischer Lösungen bestimmter Giftigkeit, die das Plasmalemma — und damit das Binnenplasma — abtöten, die resistenteren Tonoplasten aber zunächst nicht schädigen. Die Tonoplasten verkleinern sich durch den osmotischen Wasserentzug und werden deutlich sichtbar (Abb. 1). Man nennt das eine „Tonoplastenplasmolyse“, obwohl strenggenommen das nicht der klassischen Definition der Plasmolyse von DE VRIES [17] entspricht, wonach die Plasmolyse die Abtrennung des lebenden Protoplasmas von der Zellwand unter der Einwirkung wasserentziehender Mittel ist. Der Ausdruck hat sich aber eingebürgert (vgl. STRUGGER [13]) und muß wohl beibehalten werden.

Tonoplastenplasmolyse kann auf verschiedene Weise erhalten werden. Die Einwirkung hypertotonischer Lösungen bestimmter Giftigkeit ist eine einfache Möglichkeit, aber auch mannigfache andere Schädigungen des Protoplasmas, z. B. durch hohe pH-Werte (BURIAN [4], URL [14]), durch Bestrahlung (BIEBL u. URL [3]) oder durch mechanische Überbeanspruchung des Tonoplasten bei mehrfacher Plasmolyse und Deplasmolyse mit ungiftigen Stoffen, können zu Tonoplastenplasmolysen führen.

Der Tonoplast ist als die die Vakuole umkleidende Membran im Elektronenmikroskop recht einheitlich als typische unit membrane immer gut zu sehen. Die Plasmolysetonoplasten sehen dagegen, je nach der Methode ihrer Isolierung, recht verschieden aus, nämlich dicker oder dünner, bis an die Grenze der Sichtbarkeit (BURIAN [4], URL [15]). Die semipermeablen Eigenschaften sind dabei aber kaum verschieden.

Plasmolyse mit giftigen Stoffen ruft nicht unbedingt sofortige Tonoplastenplasmolyse hervor. Je nach Stoff, Konzentration des Stoffes, Vorbehandlungsmethode und Zellsorte findet man eine weite Abstufung zwischen normalen Plasmolysen und sofortiger Tonoplastenbildung. Solche Versuche sind für die vergleichende Protoplastmatik (HÖFLER [7]) von Bedeutung. Während *Spirogyra* schon bei Plasmolyse mit KNO_3

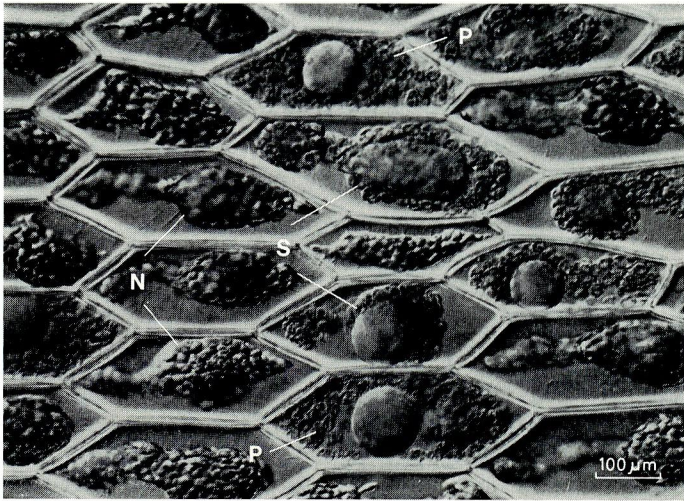


Abb. 2. Unterschiedliche Plasmolysebilder bei Plasmolyse eines jüngeren Blättchens in 2,5 mol KCNS. Neben normalen Plasmolysen (N) sieht man ausgeprägte sekundäre Tonoplastenstadien (S) und in zwei Zellen annähernd primäre Tonoplastenplasmolysen (P)

(Einzelbild aus dem Film; Inko)

Tonoplastenbildung zeigt, erzielt man damit bei den im Film gezeigten Blättchenzellen von *Hookeria lucens* nur normale Plasmolysen. Das Plasmalemma verschiedener Pflanzenzellen ist also unterschiedlich „dicht“ und setzt der „Intrabilität“, dem Eindringen von Stoffen in das Mesoplasma, verschiedenen Widerstand entgegen. Auch Zellen desselben Gewebes, in unserem Fall also Zellen desselben Moosblättchens, können verschieden resistent sein.

Bei *Hookeria lucens* wird Tonoplastenplasmolyse am sichersten mit stark hypertonen Lösungen von Kaliumrhodanid (KCNS) erhalten. Sehr starke Lösungen (mehrere mol) töten meist sofort alle Zellen. In etwas schwächeren Lösungen tritt praktisch in allen Zellen Tonoplastenplasmolyse ein (Abb. 1). Hier wird das Plasmalemma unmittelbar nach

dem Zutritt des Rhodanids getötet und nur der Tonoplast „plasmolyziert“. Man kann das auch als „primäre Tonoplastenplasmolyse“ bezeichnen und diese von „sekundären Tonoplastenplasmolysen“ unterscheiden (Abb. 2). Diese sind in mittelkonzentrierten KCNS-Lösungen zu beobachten. Hier tritt zunächst Plasmolyse ein, wobei die Protoplastenformen aber unregelmäßig-krampfzig sind und sich so von den rundlich-konvexen Formen in unschädlichen Salzlösungen unterscheiden. Bei Plasmolyse mit KCNS zeigen die Protoplaste viele Hechtsche Fäden. Das zeigt deutlich, daß das Plasmalemma zunächst intakt bleibt. Nach einer bestimmten Zeit (Sekunden bis Minuten) wird das Plasmalemma von der Rhodanidlösung getötet. Dabei wird auch das noch empfindlichere Binnenplasma mit den Chloroplasten abgetötet. Die Chloroplasten zerfließen und verlieren ihre frischgrüne Farbe. Nur der Tonoplast überdauert. Seine geringe Viskosität bedingt ein schnelles Erreichen der Kugelform, soweit diese nicht durch das Koagulum aus Plasma und Plastiden modifiziert wird. In manchen Fällen schlüpft der Tonoplast aus diesem Koagulum und liegt dann frei in der Zelle. Freiliegende Tonoplasten bilden sich besonders dort, wo die Zellen Plastidensytrophe zeigen (BIEBL [2]).

In mittelgiftigen Konzentrationen von KCNS ist nun in den Blättchenzellen von *Hookeria lucens* niemals das gleiche Plasmolysebild zu beobachten. Oft sind die Basiszellen empfindlicher und zeigen primäre Tonoplastenplasmolysen, während die resistenteren Zellen der Blattmitte- und vor allem die der Blattspitze- zunächst normal plasmolysieren und erst nach einer gewissen Zeit in Tonoplastenstadien übergehen. Immer wieder sieht man aber auch in benachbarten Zellen ganz verschiedene Plasmolysebilder, beides gute Beispiele für verschiedenes Verhalten von Zellen ein und desselben Gewebes (Protoplasmatische Pflanzenanatomie, vgl. REUTER [12]). Abb. 2 zeigt ein Stück eines *Hookeria*-Blättchens nach Plasmolyse mit 2,5 mol KCNS. Man sieht neben normalen Plasmolysen primäre und sekundäre Tonoplastenplasmolysen. Man muß allerdings bei den als primär angesprochenen Tonoplastenstadien vorsichtig sein. Nach der Bildung einer sekundären Tonoplastenplasmolyse kann das Koagulum auseinanderfließen und das ganze Zellumen erfüllen, wodurch eine primäre Tonoplastenbildung vorgetäuscht wird. Solche Fälle zeigt auch der Film.

Die zellphysiologische Bearbeitung des Tonoplastenproblems hat Ergebnisse gebracht, die BURLIAN [5] in einer Zusammenschau ordnet. Hier von Bedeutung ist vor allem, daß a) der Tonoplast der intakten Zelle angehört, also Bestandteil des Protoplasmas ist, b) er ein lipidreiches flüssiges Häutchen ist und c) höhere Resistenz gegen schädigende Einflüsse besitzt als die übrigen Plasmateile. Der Tonoplast hat d) auch isoliert semipermeable Eigenschaften und ist e) in seiner Konsistenz verschieden nach Art und Dauer des Isolierungsvorganges.

Diesem Punkt muß ein weiterer, schon lange bekannter, hinzugefügt werden. Die Tonoplasten haben, verglichen mit dem intakten Protoplasma, eine sehr hohe Wasserpermeabilität (HUBER und HÖFLER [9]). Deshalb ziehen sie sich nach der Isolierung fast augenblicklich auf ihre endgültige Größe zusammen, erreichen also sehr schnell das osmotische Gleichgewicht. Der Hauptwiderstand gegen den Durchtritt des Wassers liegt im Plasmalemma (URL [15]). Mit einfacher plasmolytischer Methodik können so tiefgreifende Verschiedenheiten plasmatischer Membranen gezeigt werden.

Zur Entstehung des Films

Hookeria lucens ist der in Europa verbreitete Vertreter der Hookeriaceae, einer sonst in den Tropen breiter entwickelten Laubmoosfamilie. Es wächst an schattigen feuchten Stellen, an Quellen und Bachrändern in Wäldern und eignet sich besonders gut für zellphysiologische Versuche, weil die Blättchen nur aus einer einzigen Zellschicht bestehen. Die Moosproben stammten vom Gollinger Wasserfall (Salzburg) und aus dem Wienerwald (Rekawinkel).

Die Aufnahmen entstanden in den Jahren 1970—1972 am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien. Kamera: Bolex H 16 Reflex mit Kindervater- und Bolexmotor. Mikroskop: Zetopan von C. REICHERT mit Hellfeldausrüstung und differentiellm Interferenzkontrast nach NOMARSKI. Filmmaterial: Kodak Ektachrome Commercial.

Filmbeschreibung¹

Plasmolyse
(KCl 1,0 mol)
4 bis 1 B/s

1. Die Protoplaste plasmolysieren langsam. Es bilden sich einzelne Hechtsche Fäden aus, die vom Protoplasten zur Zellwand ziehen. Sie enthalten manchmal größere Plasmatröpfchen. Nach einiger Zeit, besonders aber bei Beginn der Deplasmolyse, werden sie in den Protoplasten eingeschmolzen. Einer Deplasmolyse in hypotonischer KCl-Lösung folgt eine Wiederplasmolyse in 1,0 mol KCl. Die Plasmolyseformen sind jetzt etwas unregelmäßig-krampfzig, Hechtsche Fäden treten in größerer Zahl auf. Jedenfalls vertragen aber die Zellen eine langsame schonende Deplasmolyse.

Bildfeldbreite 460 μm ; Interferenzkontrast (Inko)

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

Tonoplasten-Plasmolyse

Langsame Schädigung des Plasmalemma

KCNS (~ 1,5 mol)

12 B/s

2. Die Protoplaste lösen sich mit schwach krampfartigen Formen von der Zellwand, es tritt also zunächst normale Plasmolyse ein, wobei auch Hechtsche Fäden gebildet werden. Die Lösung dringt aber kurz danach durch das Plasmalemma, und das Protoplasma stirbt ab. Die überdauernden Tonoplasten ziehen sich fast ruckartig vom Koagulum aus Plasma und Plastiden zurück und erreichen schnell das Endvolumen („Sekundäre Tonoplastenplasmolyse“). In zwei Zellen schlüpft der Tonoplast aus der verquellenden Masse aus Plasma und Chloroplasten.

Bildfeldbreite 280 μm : Hellfeld

3. Nach dem Zutritt der Lösung zu den Zellen tritt nur anfänglich normale Plasmolyse ein. Schon nach kurzer Zeit reißt das Plasmalemma auf, und die verquellenden Plastiden erfüllen das ganze Zellumen. Pro Zelle überdauern ein oder zwei (Teil-)Tonoplasten.

Bildfeldbreite 220 μm : Hellfeld

4. Die Zellen zeigen weit fortgeschrittene Plastidensystrophe. Es tritt zunächst schwach krampfartige Plasmolyse ein. Da die peripheren Protoplastenteile frei von Plastiden sind, ist hier die Abtötung des Plasmalemma und die Koagulation des Protoplasmas besonders gut zu sehen. Wieder überdauern die Tonoplasten. Einige Zellen bleiben während der ganzen Szene plasmolysiert. Hier hält das Plasmalemma dem Rhodanid stand.

Bildfeldbreite 370 μm : Inko

Schnelle Schädigung des Plasmalemma

KCNS (~ 3,0 mol)

12 B/s

5. Die starke Rhodanidlösung tötet das Plasmalemma sofort. Die Plastiden bleiben in ihrer ursprünglichen Lage an der Zellwand, und nur die Tonoplasten ziehen sich zusammen (Primäre Tonoplastenplasmolyse). Durch ihre hohe Wasserpermeabilität erreichen die Tonoplasten sehr schnell das Endvolumen. Wegen ihrer niedrigen Viskosität kugeln sie sich auch ebenso schnell ab. Die Plastiden verquellen erst nach der Tonoplastenbildung.

Bildfeldbreite 430 μm : Hellfeld

6. Die Zellen zeigen fast perfekte Systrophe. Nach dem Zutritt der Lösung bilden sich fast augenblicklich Tonoplasten. In vielen Zellen entstehen, bedingt durch den Systropheklumpen, zwei Tonoplasten. Auch hier beginnt die Verquellung des Systropheklumpens erst, nachdem die Tonoplasten schon ihr Endvolumen erreicht haben.

Bildfeldbreite 370 μm ; Hellfeld

7. Zellen mit fast perfekter Systrophe. Beim Zutritt der starken Rhodanidlösung wird das Plasmalemma sofort getötet. Es überdauern meist zwei Teiltonoplasten. Nachdem die Tonoplasten schon ihr Endvolumen erreicht haben, beginnt der Systropheklumpen zu verquellen und zu zerfließen. Dadurch werden die Teiltonoplasten in die Zellenden gedrückt.

Bildfeldbreite 370 μm ; Inko

Unterschiedlich schnelle Schädigung der Zellen

KCNS ($\sim 2 \text{ mol}$)

18 und 12 B/s

8. Diese Zellen eines älteren Blättchens enthalten weniger Plastiden, die auch schon in Degeneration begriffen sind. Die Zellen leben aber, und es tritt anfänglich normale Plasmolyse ein. Das Plasmalemma wird aber schon nach kurzer Zeit getötet, und nur die Tonoplasten überdauern. Auch hier erreichen die Tonoplasten sehr schnell ihr Endvolumen, zeigen aber weniger Rundungstendenz. In einigen Zellen sind sie als längliches Gebilde zu sehen, offenbar bedingt durch das Koagulum in dem sie eingeschlossen sind. Vielleicht spielt auch das Alter der Zelle eine Rolle (Alterungstonoplasten?). In einigen Zellen reißen die plasmolysierten Protoplaste an einem Ende auf, und die Reißstelle wandert von hier reißverschlußartig weiter. Hinter der Reißstelle verquellen die Plastiden schnell, vor ihr sind sie glänzend-grün, also noch ungeschädigt. (Dieser Vorgang geht sehr schnell vor sich und hätte eigentlich Zeitdehnung verlangt. Abb. 3 zeigt drei Stadien an einer anderen Zelle, wo das Aufreißen langsamer vor sich ging und mikrographisch festgehalten werden konnte.) Einige Zellen werden sofort getötet, auch Tonoplasten überdauern nicht.

Bildfeldbreite 530 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 18 B/s

9. Drei Zellen am linken Bildrand zeigen primäre Tonoplastenplasmolyse. Die anderen Protoplaste lösen sich anfangs normal von der Zellwand, der Plasmolysevorgang währt aber nur kurze Zeit. Dann tritt Tonoplastenplasmolyse ein.

Bildfeldbreite 280 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 18 B/s

10. Die Zellen zeigen fast perfekte Systrophe. In einer Zelle erfolgt primäre Tonoplastenplasmolyse, wobei sich, bedingt durch den Sy-

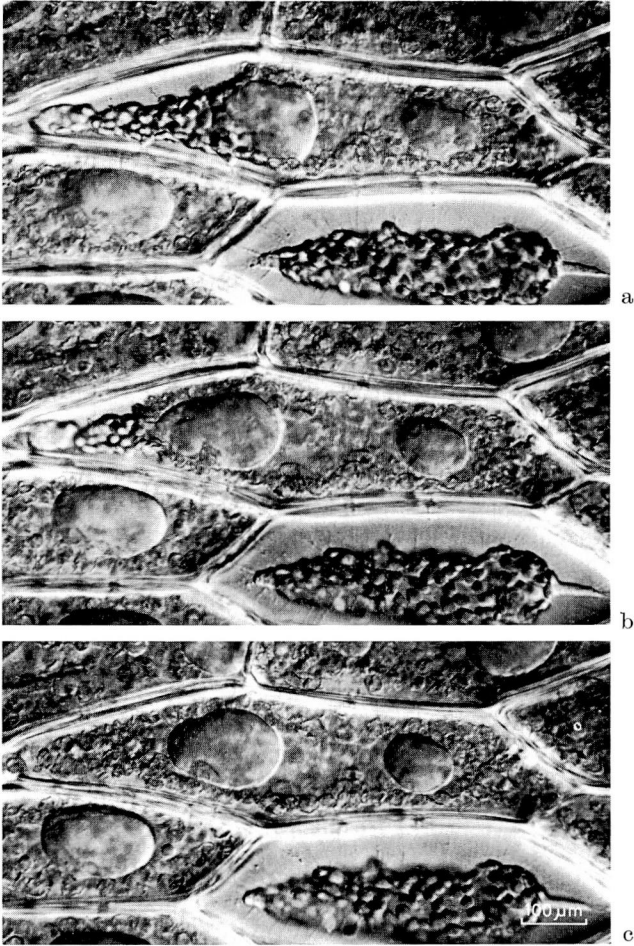


Abb. 3a—c. Drei, in Abständen von etwa je drei Sekunden aufgenommene, Stadien einer reißverschlußartig fortschreitenden Zerstörung des Plasmalemma durch eine 2,0 molare Lösung von Kaliumrhodanid. Die unter dem intakten Teil des Plasmalemma liegenden Plastiden besitzen noch ihr normales Aussehen, hinter der Reißstelle sind die Plastiden verquollen. Die koagulierende und verquellende Plasma-Plastiden-Masse erfüllt schließlich das ganze Zellumen und täuscht das Bild einer primären Tonoplastenplasmolyse vor

stropheklumpen, wieder zwei Teiltonoplaste bilden. In den anderen Zellen tritt zunächst Plasmolyse ein, bald bilden sich aber auch hier Tonoplasten. Diese bleiben kurze Zeit mit dem koagulierenden Systropheklumpen verbunden, lösen sich aber dann von ihm. Eine Zelle bleibt intakt. Hier bleibt auch die Systrophe in ihrer normalen Form erhalten.

Bildfeldbreite 290 μm ; Hellfeld: Aufn.-Freq. 12 B/s

Gleichzeitige Zerstörung von Plasmalemma und Tonoplast

KCNS ($\sim 6 \text{ mol}$)

18 B/s

11. Die starke Rhodanidlösung tötet die Zellen sofort. Auch Tonoplaste überdauern nicht.

Bildfeldbreite 460 μm ; Hellfeld

12. Die Zellen sterben bei Zutritt der Rhodanidlösung sofort ab, und die Plastiden koagulieren. Eine Zelle am oberen Bildrand zeigt aber Tonoplastenbildung, eine andere am unteren rechten Bildrand plasmolysiert sogar für kurze Zeit.

Bildfeldbreite 460 μm ; Hellfeld

Tonoplasten-Plasmolyse nach mehrfacher Plasmolyse und Deplasmolyse

KCl (0,8-0,2 mol)

4 B/s bis 6 B/min

13. Zunächst plasmolysieren alle Zellen normal. Es bilden sich einzelne Hechtsche Fäden, die bald eingeschmolzen werden. Nach einer raschen Deplasmolyse erfolgt Wiederplasmolyse. Durch die schnelle Deplasmolyse werden die Zellen schwer geschädigt. Es entstehen schon kurz nach Beginn der Wiederplasmolyse in einigen Zellen Tonoplasten, die sehr rasch ihr Endvolumen erreichen. Die lebenden Zellen plasmolysieren wegen der geringen Wasserpermeabilität viel langsamer.

Bildfeldbreite 460 μm ; Inko: Aufn.-Freq. 4 B/s bis 1 B/s

14. Die Zellen plasmolysieren normal und werden dann einer schnellen Deplasmolyse unterworfen. Eine erste Wiederplasmolyse ergibt hier noch durchweg normale Plasmolysen, allerdings mit zunächst unregelmäßigen Formen und vielen Hechtschen Fäden. Auch eine zweite rasche Deplasmolyse wird von den Zellen noch ertragen. Während der nun folgen-

den zweiten Wiederplasmolyse wird aber das Plasmalemma zerstört, das Plasma stirbt ab. und die überdauernden Tonoplasten runden sich schnell ab.

Bildfeldbreite 220 μm : Inko; Aufn.-Freq. 4 B/s bis 6 B/min

Literatur

- [1] BANCHER, E., und H. HÖFLER: Protoplasma und Zelle, Grundlagen der allg. Vitalchemie Bd. VI. Urban & Schwarzenberg, Wien 1959.
- [2] BIEBL, R.: Einige zellphysiologische Beobachtungen an *Hookeria lucens* (L.) Sm. Österr. Bot. Z. 89 (1940), 300—306.
- [3] BIEBL, R., und W. URL: Wirkungen von α -Strahlen auf die Pflanzenzelle. Protoplasma 57 (1963), 84—125.
- [4] BURIAN, K.: Tonoplastenstudien an den Lebermoosen *Calypogeia fissa* und *trichomanis*. Protoplasma 55 (1962), 607—631.
- [5] BURIAN, K.: Beobachtungen an Tonoplastenstadien der Rotalgen *Callithamnion granulatum* und *Griffithsia opuntiioides*. Protoplasma 56 (1963), 701—717.
- [6] CHAMBERS, R., and K. HÖFLER: Micrurgical studies on the tonoplast of *Allium cepa*. Protoplasma 12 (1931), 338—355.
- [7] HÖFLER, K.: Vergleichende Protoplasmatik. Ber. deutsch. bot. Ges. 50 (1932), 53—67.
- [8] HÖFLER, K.: Über Fettspeicherung und Zuckerpermeabilität einiger Diatomeen und über Diagonal-Symmetrie im Diatomeen-Protoplasten. Protoplasma 38 (1943), 71—104.
- [9] HUBER, B., und K. HÖFLER: Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Jahrb. wiss. Bot. 73 (1930), 351—511.
- [10] MOTHES, K.: Der Tonoplast von *Sphaeroplea*. Planta 21 (1934), 486—510.
- [11] PLOWE, J. Q.: Membranes in the plant cell. I and II. Protoplasma 12 (1931), 196—220 and 221—240.
- [12] REUTER, L.: Protoplasmatische Pflanzenanatomie. Protoplasmatologia. Handb. d. Protoplasmaforsch. 11/2 (1955).
- [13] STRUGGER, S.: Praktikum der Zell- und Gewebephysiologie der Pflanze. 2. Aufl. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1949.
- [14] URL, W.: Vergleichende Untersuchungen über die Resistenz pflanzlicher Plasmen gegen Natriumkarbonat. Protoplasma 51 (1959), 338—370.
- [15] URL, W.: The Site of Penetration Resistance to Water in Plant Protoplasts. Protoplasma 72 (1971), 427—447.
- [16] DE VRIES, H.: Sur la perméabilité du protoplasme des betteraves rouges. Arch. néerl. sci. VI (1871), 117—126.
- [17] DE VRIES, H.: Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Wilh. Engelmann, Leipzig 1877.
- [18] DE VRIES, H.: Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. Jahrb. wiss. Bot. 16 (1885), 465—598.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. W. URL, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Wien.

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1974 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, farbig, 79 m, 7½ min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden in den Jahren 1970 bis 1972. Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien. Univ. Prof. D. W. URL, und der Bundesstaatlichen Hauptstelle für Lichtbild und Bildungsfilm, Abt. Wissenschaftlicher Film, Wien, Dr. D. G. BURKERT. Bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE.

Inhalt des Films

Der Film zeigt die Bildung von Plasmolysetonoplasten in den Blättchenzellen des Laubmooses *Hookeria lucens*. Sie entstehen in schädlichen Lösungen, aber auch in harmlosen Plasmolytika infolge mechanischer Überbeanspruchung der Protoplaste bei mehrfacher Plasmolyse, die mit schneller Deplasmolyse verbunden ist.

Es wird zunächst eine normale Plasmolyse mit anschließender langsamer, schonender Deplasmolyse gezeigt. Die Zellen ertragen die Wiederplasmolyse ohne Schädigung. Als Plasmolytikum dient hier das für *Hookeria* harmlose Kaliumchlorid. Dann wird in Kaliumrhodanid-Lösungen, die auf das Plasmalemma stark schädigend wirken, Tonoplastenplasmolyse hervorgerufen. Je nach der Stärke der Lösung beobachtet man verschiedene Plasmolysebilder. In starken Lösungen tritt sofort Tonoplastenbildung auf („primäre Tonoplastenplasmolyse“), in etwas schwächeren Lösungen sieht man aber meist bunte Plasmolysebilder. Viele Zellen plasmolysieren anfangs normal, und das Rhodanid zerstört erst nach einiger Zeit das Plasmalemma, wobei auch hier die Tonoplasten überdauern („sekundäre Tonoplastenplasmolyse“).

Die zwei letzten Einstellungen zeigen Tonoplastenbildung nach Schädigung des Plasmalemmas durch schnelle Deplasmolyse.

Summary of the Film

The film shows plasmolytic tonoplasts in leaf cells of the moss *Hookeria lucens*. The tonoplasts become visible after the cells are treated with a harmful solution which damages the plasmalemma, or also after multiple, rapid plasmolysis and deplasmolysis in harmless solutions which subject the protoplasts to mechanical stress.

First, normal plasmolysis followed by a slower, non damaging deplasmolysis is shown. The cells can be again plasmolyzed in a harmless KCl solution without injury.

Next, tonoplasts can be seen after KCNS-treatment, which is very harmful to the plasmalemma. Different effects can be observed by varying the strength of the KCNS solutions used. In strong solutions, tonoplasts appear immediately (primary tonoplast plasmolysis). In somewhat weaker solutions, one usually sees a normal plasmolysis; many cells plasmolyze normally at

first, but after some time the KCNS destroys the plasmalemma, so that the surviving tonoplasts are visible (secondary tonoplast plasmolysis). The two last scenes show tonoplasts after damage of the plasmalemma by rapid deplasmolysis.

Résumé du Film

Le film montre la formation de tonoplastes dûs à la plasmolyse, dans les cellules de folioles de la mousse du feuillage *Hookeria lucens*. Ils se forment dans des solutions nocives, mais aussi dans des plasmolytiques inoffensifs, par suite des efforts mécaniques extrêmes demandés aux protoplastes lors d'une plasmolyse répétée suivie d'une déplasmolyse rapide.

On voit tout d'abord une plasmolyse normale suivie d'une déplasmolyse lente, pratiquée avec ménagement. Les cellules supportent sans dommage la replasmolyse. Le plasmolytique utilisé ici est du chlorure de potassium, inoffensif pour l'*Hookeria*. Puis on provoque dans des solutions de rhodanure de potassium, qui ont un effet très nocif sur le plasmalemma, une plasmolyse avec tonoplastes. On observe diverses formes de plasmolyse suivant la concentration de la solution. Dans les solutions concentrées, les tonoplastes se forment aussitôt, ("plasmolyse à tonoplastes primaire"); dans des solutions un peu plus faibles, on voit en général des configurations de plasmolyse variées. De nombreuses cellules ont une plasmolyse normale au début, le rhodanure ne détruisant le plasmalemma qu'au bout d'un certain temps; les tonoplastes persistent ici aussi ("plasmolyse à tonoplastes secondaire").

Les deux dernières séquences montrent la formation de tonoplastes après que le plasmalemma ait été endommagé par une déplasmolyse rapide.